

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



**Kristýna Cholevová**

Teritorialita a sociální vztahy myšic rodu *Apodemus*

Territoriality and social relationships in field mice of the genus *Apodemus*

Bakalářská práce

Školitel: doc. Mgr. Pavel Stopka, Ph.D.

Praha, 2012

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 27. 8. 2012

Podpis: \_\_\_\_\_

Kristýna Cholevová

# Osnova

Poděkování.....	4
Abstrakt.....	4
Úvod .....	5
1. Fylogeneze a ekologie .....	6
1.1. Fylogeneze.....	6
1.2. Vzhled .....	7
1.3. Potrava.....	7
1.4. Rozšíření a sympatrický výskyt.....	7
1.5. Sociální vztahy a rozmnožování .....	8
2. Definice pojmů.....	9
2.1. Domovský okrsek .....	9
2.2. Teritorium.....	9
2.3. Disperze.....	10
2.4. Monogamie, polygamie a promiskuita.....	10
2.5. Agonistické chování a agrese .....	11
3. Teritorialita.....	12
3.1. Obecné charakteristiky.....	12
3.2. Velikost domovského okrsku či teritoria a její změny.....	13
3.3. Agregace a disperze .....	15
3.4. Sdílení domovských okrsků .....	16
4. Sociální vztahy .....	18
4.1. Sociální interakce.....	18
4.2. Reprodukční strategie.....	18
4.3. Sexuální chování.....	20
4.4. Agonistické chování.....	21
4.5. Disperze.....	23
4.6. Allogrooming.....	23
Diskuse .....	25
Závěr.....	27
Literatura.....	28

## Poděkování

Ráda bych poděkovala panu docentu Stopkovi za jeho pomoc s výběrem této práce i s jejím vypracováváním, za cenné rady a za velkou trpělivost.

## Abstrakt

Teritorialita je fenomén související s využitím zdrojů a sociálním systémem živočichů. Nejvyššího stupně dosáhl tento fenomén u ptáků (Aves) a savců (Mammalia). Myšice (*Apodemus*) mohou být vhodným rodem k výzkumu. Vzhledem k tomu, že jsou hojné a dobře probádané, mohou na nich být ověřovány dosavadní poznatky o teritoriích, sociálních vztazích a reprodukčních strategiích. Rozdíly v ekologii mezi jednotlivými druhy nám mohou užitím srovnávacích studií pomoci prozkoumat řadu jevů, mimo jiné například jev někdy zvaný monogamy-polygyny shift.

Klíčová slova: *Apodemus*, myšice, teritorialita, domovský okrsek, sociální vztahy

## Abstract

Territoriality is a phenomenon associated with resource use and social system in animals. This phenomenon reached the highest level in birds (Aves) and mammals (Mammalia). Wood mice (*Apodemus*) can be a good genus for research. Due to that they are abundant and well studied, they can be used for checking existing knowledge of territories, social relationships and reproductive strategies. Differences in ecology between species can help us investigate a lot of phenomena, including the phenomenon sometimes called monogamy-polygyny shift, using comparative studies.

Keywords: *Apodemus*, wood mouse, territoriality, home range, social relationships

## Úvod

Myšice (*Apodemus*) jsou myšovití hlodavci, kteří se vzhledem ke snadnému chovu v zajetí a své hojnosti ve volné přírodě v některých případech stali modelovými organismy pro rozličné výzkumy z oblastí fyziologie, genetiky, ekologie, etologie, populační dynamiky a jiných vědních disciplín.

Teritorialitě u myšic v souvislosti se sociálními vztahy, hierarchií a populační denzitou již bylo věnováno velké množství vědeckých publikací. Problém ovšem nastává v pokuse o sjednocení jejich výsledků. Ty vznikají na základě mnoha rozdílných metodik, je tedy vůbec možné srovnávat laboratorní práce s pracemi v přirozených či polopřirozených podmínkách? Dalším úskalím práce je nevyváženost zastoupení jednotlivých druhů ve vědeckých publikacích. Druhy „modelové“, tj. myšice křovinná (*Apodemus sylvaticus*) a v menší míře i myšice lesní (*A. flavicollis*), temnopásá (*A. agrarius*) a malooká (*A. microps*), jsou v pracích zastoupeny hojnou měrou, často i navzájem velmi podobnými studiemi, oproti ostatním zástupcům rodu *Apodemus*, u kterých jsou data velmi vzácná.

I přesto se budu snažit podávat co možná nejpřesnější informace a pokrýt široké spektrum otázek s tématem souvisejících. Jak vůbec teritorialita u drobných hlodavců vypadá? Můžeme u myšic mluvit o teritoriích v pravém slova smyslu? Jaké sociální systémy mezi myšicemi najdeme? A souvisejí tyto ekologické aspekty spíše s druhem, nebo jsou více ovlivňovány prostředím? Jsou obecné teorie aplikovatelné na myšice?

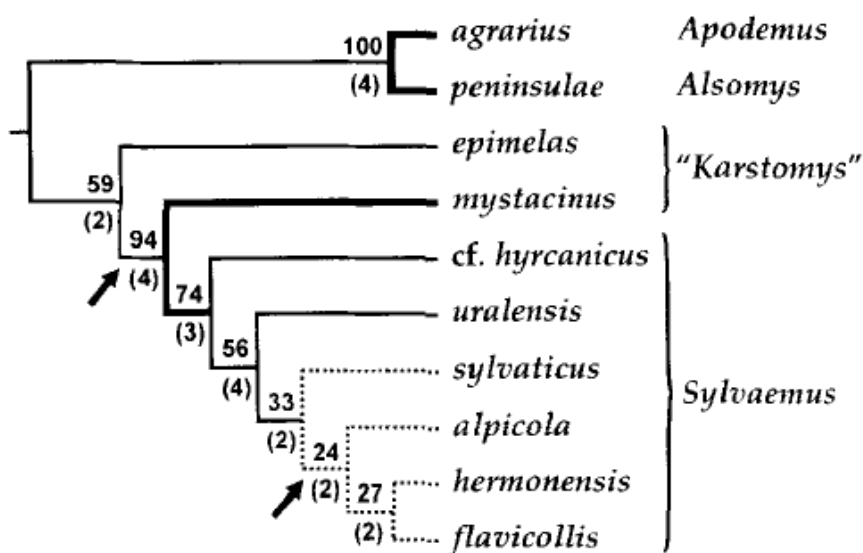
To jsou mimo jiné otázky, na které se budu snažit najít ve své práci odpovědi, které nicméně budou často nejasné a útržkovité, nevedoucí čtenáře k otevřeným dveřím poznání, ale spíš jen ukazující směr, který k nim vede.

# 1. Fylogeneze a ekologie

## 1.1. Fylogeneze

Myšice (*Apodemus*), patří do řádu hlodavci (Rodentia), čeledi *Muridae*. Celosvětově je podle webu IUCN známo 20 druhů myšic rodu *Apodemus*, z toho na území České Republiky žijí v současnosti čtyři druhy, a to konkrétně myšice lesní (*Apodemus flavicollis*), křovinná (*A. sylvaticus*), temnopásá (*A. agrarius*) a malooká (*A. microps*). Poslední jmenovaná je přitom v posledních letech často v hledáčku vědců, neboť se mnozí domnívají, že se jedná o druh totožný s druhem *A. uralensis*.

Příbuzenské vztahy mezi jednotlivými druhy jsou stále diskutovány, ale je již zřejmé, že celý rod *Apodemus* můžeme rozčlenit do čtyř podrodů. Dva z nich, zahrnující nejvíce druhů, jsou podrod *Apodemus*, reprezentující hlavně, ale ne výhradně, východoasijské druhy a podrod *Sylvaemus*, zastoupený především druhy západní části palearktické zoogeografické oblasti (Wójcik et al., 2004 a další reference tamtéž). Pro podrobnější představu přikládám fylogenetický strom (Obr. 1), který sice neobsahuje všechny druhy rodu *Apodemus*, ale jsou v něm zastoupeny ty, na které se soustředím ve své práci. Za povšimnutí stojí zvláště fakt, že myšice *A. agrarius* je od ostatních sledovaných druhů značně příbuzensky vzdálená.



Obr. 1 – Kladogram rodu *Apodemus* ukazuje vzdálenou genetickou příbuznost druhu *A. agrarius* od ostatních druhů, kterým je v této práci věnována pozornost (Filippucci et al., 2002).

## 1.2. Vzhled

Myšice jsou stavbou těla podobné myši domácí a pro laika může být rozeznání těžké. Celkem spolehlivým rozpoznávacím znakem je vertikálně dvoubarevný ocas – myš má ocas jednobarevný. Velikost těla se u různých druhů značně liší, jedním z největších druhů je *A. flavicollis*, která může v dospělosti dosáhnout hmotnosti kolem 45 g (Hudec et al., 2007), některé druhy však dosahují sotva poloviční hmotnosti.

## 1.3. Potrava

Myšice patří mezi významné konzumenty v lesních i polních ekosystémech. Hlavní výživou jsou semena a plody, v lesních ekosystémech mohou být téměř výhradní složkou potravy, např. u *A. flavicollis* převažují, žaludy, bukvice a ořechy (Juškaitis, 2002; Marsh a Harris, 2000), některé druhy (*A. sylvaticus*) si často přilepšují také bezobratlými, pochopitelně zvláště během léta (Tew et al., 2000), nebo konzumují i zelené části rostlin (mj. také *A. sylvaticus*), přičemž podíl této složky potravy je nejvýznamnější v jarních měsících (Watts, 1968). Množství potravy ovlivňuje populační dynamiku, při dostatečném množství semen v období podzimu se zlepšuje zimní přežívání a objevuje se rozmnožování mimo běžnou sezónu, tzv. „zimní“ (Watts, 1969).

## 1.4. Rozšíření a sympatrický výskyt

Myšice obývají Evropu a Asii. Různé druhy preferují odlišné habitaty, protože je můžeme najít jak v nížinách, tak ve vysokých horách. Některé druhy obývají především lesy (*A. flavicollis*), zatímco jiné preferují oblasti přirozených i kulturních stepí (*A. sylvaticus*, *A. microps*).

Mnoho druhů žije na části svých území sympatricky s druhy dalšími, proto se uplatňují různé mechanismy, aby se předešlo konfliktům. Například *A. flavicollis* a *A. sylvaticus* žijí sympatricky ve většině míst svého rozšíření, tj. téměř v celé Evropě (Michaux et al., 2005). K omezení konkurence (zvláště potravní) se uplatňuje odlišení habitatů. Ačkoliv tyto myšice mají rozdílné preference ve výběru prostředí, žijí-li na stejném území, jsou ještě specifitější. Zatímco se *A. flavicollis* stahuje do listnatých lesů (Juškaitis, 2002), *A. sylvaticus* se přesouvá

na travnaté pastviny, louky a pole (Hoffmeyer, 1973). Není-li takovéto rozvržení možné, druhy vykazují sklon se odlišit v prostoru vertikálně – *A. flavicollis* vykazuje větší sklony ke šplhání (Hoffmeyer, 1973).

Dalším významným mechanismem je vyhýbání se pachům jiného druhu. Laboratorní experimenty prokázaly, že myšice *A. agrarius* a *A. flavicollis* se vyhýbají pachu druhého druhu, zvláště pak v jarních měsících (Simeonovska-Nikolova, 2007).

### 1.5. Sociální vztahy a rozmnožování

Myšice žijí ve volné přírodě solitérně, obhájí relativně velká teritoria srovnatelná s norníkem rudým *Clethrionomys glareolus* (Kikkawa, 1964; Korn, 1986). V laboratorních podmínkách se dají chovat i ve skupinách, ačkoliv u některých druhů může docházet k úmrtím v důsledku agresivních interakcí (Vukićević-Radić et al., 2004).

Rozmnožování obvykle neprobíhá celoročně, ale v rozmnožovacích sezónách. Jejich délka a doba, kdy probíhají, závisí zřejmě spíše na klimatických poměrech místa výskytu myšic, než na konkrétním druhu. Například u *A. flavicollis* v nížinách České republiky probíhá rozmnožování od března do listopadu, na horách je toto období zkráceno do doby mezi květen a říjen (Hudec et al., 2007) a na severovýchodě italských Alp v nadmořské výšce kolem 800 m n. m. uvádí Stradiottová et al. (2009) trvání od července do října. Při dostatku potravy a příznivém počasí se může sezóna naopak prodloužit a pokračovat přes část zimy nebo dokonce může trvat celou zimu (Gurnell, 1978). Někteří autoři se na základě svých pozorování domnívají, že u některých druhů (např. *A. speciosus*) se může jednat o dvě rozmnožovací sezóny – jednu jarní a jednu podzimní (Kondo, 1982). V odlišných klimatických podmínkách, například v subtropickém pásmu Evropy a Asie, jsou letní měsíce velmi suché a tak se rozmnožování přesouvá do chladnějších zimních měsíců s dostatkem vláhy (Moreno a Kufner, 1988). Mláďata přicházejí na svět v podzemních hnízdech.

Téma sociálních vztahů v souvislosti s rozmnožováním je velmi široké a je hlavní náplní této práce, pročež jsem se zde pokusila pouze nastínit základní ekologické aspekty. Sociálním vztahům je v práci věnována celá kapitola (4.).



## 2. Definice pojmů

### 2.1. Domovský okrsek

Domovský okrsek je definován jako areál, který jedinec procestovává při svých normálních aktivitách souvisejících s hledáním potravy, partnera nebo s výchovou mláďat a samotný pojem se vztahuje pouze na dospělé jedince (Burt, 1943). Později můžeme v literatuře najít zjednodušenou definici, podle které je domovský okrsek dán jako areál, ve kterém se jedinec běžně vyskytuje. Z této definice jsou vyňaty migrace či neobvyklé a nepravidelné cesty. (Brown a Orians, 1970) Také z ní mimo jiné vyplývá, že se domovský okrsek vždy (vyjma extrémních případů) překrývá či splývá s domovskými okrsky dalších jedinců stejného druhu, se kterými se tak zvíře setkává ať už u potravních zdrojů, nebo za účelem rozmnožování. Domovský okrsek je tedy prostorové vymezení, které zahrnuje všechny úkryty a zdroje potravy. Domovské okrsky malých hlodavců jsou nicméně velice proměnlivé, nemají ostré hranice a mění se s podmínkami – věkem či připraveností jedince k páření (Bergstedt, 1966). Kromě těchto změn souvisejících s velikostí mohou jedinci v souvislosti s cestováním také svůj domovský okrsek opustit a založit nový na novém místě (Burt, 1943).

V rámci domovského okrsku je možné vyčlenit takzvanou výhradní zónu, kterou obývá jedinec sám, aniž by se v ní vyskytovali další jedinci téhož druhu. Oproti této výhradní zóně můžeme postavit zóny sdílené s jinými jedinci, obvykle na okrajích domovského okrsku, zvané periferní zóny (Jewell, 1966; cit. dle Brown, 1969)

### 2.2. Teritorium

S první definicí pojmu teritorium se můžeme setkat už v první polovině dvacátého století. Definice z článku zaměřeného na ornitologii říká, že „teritorium je jakýkoliv bráněný prostor“ (Noble, 1939). Další upřesnění přichází o dvacet let později, také v práci věnované ptactvu. Říká, že teritorium by měl být prostor nejen bráněný, ale také výhradně obývaný konkrétním jedincem.

Každý savec má tedy domovský okrsek, ale jen ty druhy, které brání některou jeho část, ať už jde o minimální část ve formě hnízda nebo o celý tento okrsek před jedinci vlastního druhu, mají teritoria v pravém slova smyslu (Burt, 1943).

Vzhledem k tomu, že obhajoba teritorií je energeticky náročná, mohou teritoria existovat pouze v době, kdy výhody z jejich držení převažují nad náklady do této obhajoby vloženými (Gill a Wolf, 1975).

### 2.3. Disperze

Pojmem disperze rozumíme u obratlovců pohyb jednotlivých zvířat z místa svého původu do místa, kde se rozmnoží, nebo kde by se rozmnožila, pokud by přežila a našla partnera (Howard, 1960). Týká se především dospívajících jedinců, ne ovšem výhradně (Howard, 1960). Některé z jejích příčin mohou být například obrana před příbuzenským křížením, ke kterému může v místě narození snadno dojít se sourozenci či dokonce rodiči, nebo zlepšení přístupu k potenciálním partnerům, tedy zvýšení šancí na reprodukci. Týká se obvykle především jednoho pohlaví v závislosti na reprodukčním chování (Greenwood, 1980).

### 2.4. Monogamie, polygamie a promiskuita

Monogamie pochází ze spojení řeckých slov „monos“ a „gamos“, která se dají přeložit jako „jedno“ a „manželství“. Obdobná je i etymologie slova polygamie. V zoologii mluvíme o monogamii jako o zvyku mít v určitém období jen jednoho partnera (McKean, 2005). Definici můžeme najít opravdu mnoho, autoři si je často upravují podle potřeby, a tak se můžeme dočíst i že v období rozmnožování, někdy i po celý život se samec spokojí s jedinou partnerkou (Alcock, 2005). Tato definice ovšem ignoruje rozmnožovací zvyky druhého pohlaví.

Polygamií rozumíme stav, kdy alespoň jedno z pohlaví má ve zvyku pářit se s více jedinci pohlaví opačného. V rámci polygamie můžeme rozlišovat pojmy polygynie a polyandrie, pokud se tento zvyk týká především samců, resp. samic. Protože v přírodě se absolutní věrnost téměř nevyskytuje, vyvstává problém kde určit hranici mezi těmito pojmy, je-li to vůbec možné. S pojmy zde popsány souvisí také pojem promiskuita, který označuje motivaci jedince pářit se s více jedinci. Kupříkladu v polygynním uspořádání jsou samci

promiskuitní, samice však ne. Někdy se tento pojem používá jako označení systému, kdy jsou obě pohlaví promiskutní a mají větší počet partnerů.

## 2.5. Agonistické chování a agrese

Agonistické chování je chování související s konfliktem (McKean, 2005). Může se tedy jednat o útok, útěk nebo obranu (Johst, 1967; cit. dle Bovet, 1972a). Jedním z druhů agonistického chování je agrese. O agresi mluvíme v případě násilného chování k jinému jedinci, obvykle za účelem tohoto jedince odehnat či zranit. Pojem agrese je občas nesprávně zaměňován s pojmem agresivita, což je vlastnost určující sklony k agresi. Ačkoliv se některé mezidruhové chování může také jevit jako agrese, například útok predátora na kořist, je tento fenomén sporný. Pro naše účely tedy můžeme předpokládat, že se tyto definice týkají vždy zvířat stejného druhu.

### 3. Teritorialita

#### 3.1. Obecné charakteristiky

Pro všechna teritoriální zvířata vesměs platí, že při malých populačních hustotách jsou hájena jen nejkvalitnější teritoria, při vyšších i ta méně kvalitní a při vyčerpání dostupných teritorií zvířata emigrují nebo čekají na uvolnění, aniž by se do té doby rozmnožila (Sutherland, 1996).

Navzdory dřívějším tvrzením, že myšice žijí v jakýchsi super-rodinách v teritoriích hájených jedním dominantním samcem (Brown, 1969), zdá se, že u myšic rodu *Apodemus* se pravá teritorialita vyskytuje pouze u samic. Domovské okrsky samců se navzájem často překrývají s teritorií samic i s domovskými okrsky ostatních samců (Kondo, 1982). Samci však zřejmě musejí mít nějaký způsob, jak zabránit imigraci ostatních samců do svých domovských okrsků a že tak alespoň některé prvky teritoriálního chování používají musejí. Vzhledem k tomu, že o samčí teritorialitě u myšic toho ještě není známo dost, aby byl vynesena jednoznačný rozsudek, budu se v této práci u prostoru obývaného samci striktně držet pojmu domovský okrsek a rozhodování, zda se jedná o teritorium, přenechám jiným.

Uspořádání, kde najdeme teritoriální samičky a neteritoriální samce je charakteristické pro druhy s určitým reprodukčním systémem. Zdá se, že zatímco samice určují své prostorové požadavky na základě podmínek prostředí, zvláště pak dostupnosti potravy, prostorové požadavky samců se formují podle dostupnosti samic vhodných k páření (Stradiotto et al., 2009). Toto neplatí pouze pro myšice, ke stejným závěrům již dříve dospěly studie na hrabošovitých *Arvicolinae* (Ostfeld, 1985) a je možné je zobecnit na většinu promiskuitních drobných hlodavců.

Velikosti domovských okrsků jsou velmi proměnlivé a liší se v různých prostředích i v čase. Mění se v průběhu života, v průběhu sezóny i na základě vnějších vlivů jakými jsou populační hustota či dostupnost potravy a jsou také odlišné pro obě pohlaví.

### 3.2. Velikost domovského okrsku či teritoria a její změny

Velikost domovského okrsku či teritoria se liší u samců a samic, je ovlivněna i dalšími individuálními vlastnostmi jedinců, ale i prostředím a mění se v čase. Obecné prostorové charakteristiky včetně velikosti domovského okrsku či teritoria se u myšic dalších hlodavců obvykle určuje na základě odchyťových metod. Odchyty mohou být ovšem do jisté míry zavádějící (pro bližší rozbor nedostatků odchyťových metod viz Kikkawa, 1964) a metodiky se často různí, proto zde nechci a ani nebudu uvádět konkrétní naměřené velikosti těchto areálů a zaměřím se na srovnávání v rámci jednotlivých prací.

Mimo období rozmnožování jsou domovské okrsky samců i samic přibližně stejně velké. Samci své domovské okrsky zvětšují na začátku období rozmnožování, když se samice stávají receptivními (Randolph, 1977). S většími domovskými okrsky samci protnou více domovských okrsků samic a dostane se jim tak větší šance k páření. Zdá se, že v této době naopak samičky svá teritoria zmenšují (Korn, 1986) a tak v průběhu rozmnožovací sezóny jsou domovské okrsky samců nápadně větší, než ty, patřící samicím. To se potvrdilo jak u myšice *Apodemus sylvaticus* (Tew a Macdonald, 1994), tak u *A. agrarius* (Horváth a Trócsányi, 1998) či *A. flavicollis* (Matić et al., 2007). Trend zvětšování samčích domovských okrsků na začátku období rozmnožování může souviset mimo jiné s disperzí, ke které v této době dochází (Brown, 1969) a která vede k výraznému úbytku samců (Kondo, 1982). Období začátku rozmnožovací sezóny odpovídá období dospívání mladých myšic narozených v předchozím roce, ale někteří brzy zjara narození samci mohou mít již na podzim roku svého narození teritoria stejně velká, jako samci přezimující (Randolph, 1973; cit. dle Randolph, 1977).

Kromě větších domovských okrsků mají samci i větší rozdíly v těchto velikostech (Matić et al., 2007) a větší periferní zóny (Tew a Macdonald, 1994). Rozdíly ve velikostech mezi jednotlivými domovskými okrsky různých zvířat mohou být značné. Co je tedy jejich příčinou toho, že zvířata, žijící ve velmi podobných podmínkách mají tak rozmanité velikosti svých domovských okrsků?

Jak již bylo naznačeno výše, hlavním faktorem, ovlivňujícím tuto velikost, je pohlaví, v letech s menší populační hustotou je tento jev patrnější (Stradiotto et al., 2009). Za dalšími stojí obvykle individuální vlastnosti jedince. Jeví se zřejmým, že by velikost domovského okrsku měla být ovlivněna vahou jedince. V prostředí, kde však samci svá území nehájí, je tento předpoklad velmi nejistý a rozličné studie ho nepotvrdily (Tew a Macdonald, 1994;

Stradiotto et al., 2009) a zdá se tak, že behaviorální aspekty hrají větší roli než vzrůst zvířete (Korn, 1986).

Mezi samci existují jedinci, kteří jsou energičtější a pohyblivější než jejich sousedé. Tito samci mají větší domovské okrsky, ačkoliv je spekulativní, zda se jedná o důsledek nebo příčinu jejich vysoké pohyblivosti. Zůstává však nabíledni, že tito samci jsou v důsledku velikosti domovského okrsku reprodukčně úspěšnější, než jejich „lenivější“ sousedé (Tew a Macdonald, 1994). Dalším faktem je, že u samců velikost domovského okrsku ovlivňuje i to, zda se jedinec aktivně účastní rozmnožování, tedy zda je sexuálně aktivní. Tito samci pak mívají domovské okrsky větší. U samic se vliv sexuální aktivity na velikost teritorií neprokázal (Matić, 2007).

Větší domovské okrsky také vidíme u rezidentních samců. To naznačuje, že ve velikostech domovských okrsků a tedy i v dostupnosti k páření mohou hrát roli sociální vztahy mezi sousedy (Matić, 2007). Teritoria rezidentních samic jsou velmi cenná, a proto po smrti samice je její domovský okrsek brzy obsazen některou z jejích dcer, nebo imigrující samicí, která využije toho, že teritorium není hájeno (Kondo, 1982). Každá samice si potřebuje zajistit dostatek zdrojů pro výchovu mláďat, hájení teritorií je tedy mimo jiné i prostředkem regulace populační hustoty (Montgomery et al., 1997).

Rozdíly ve velikostech domovských okrsků jsou někdy dány podmínkami prostředí, změny se pak mohou projevit na celé lokální populaci. Prostředí, které (nejen) myšice obývají není homogenní a zdroje v něm nejsou zastoupeny zcela rovnoměrně. Právě tato proměnlivost v rámci habitatů vede k různé prostorové distribuci jedinců (Montgomery, 1989b), která se pozorovateli může jevit jako shlukování jednotlivých zvířat, nesouvisí však se sociálními vztahy, ale jen s heterogenitou dostupnosti zdrojů.

Některé faktory, které velikost ovlivňují, jsou společné pro celou lokální populaci a jsou tak zodpovědné za zvětšení i zmenšení domovských okrsků všech jedinců na určité ploše. Jedním z těchto faktorů je habitat, který ale působí prostřednictvím odlišných procesů. Je známo, že v dobách velkých populačních denzit se velikosti domovských okrsků značně zmenšují (Tew et al., 1992). Populační hustota také pozitivně koreluje s množstvím dostupné potravy (Montgomery et al., 1991), což bylo dokázáno i pro další malé hlodavce, například pro americký ekologický protějšek našich myšic, křečička dlouhoocasého *Peromyscus maniculatus* (Falls et al., 2007). A dostupnost potravy je jednou z charakteristik habitatu. Další a významnější charakteristikou je ovšem vegetační pokryv, který také velmi významně ovlivňuje prostorové uspořádání jedinců myšic rodu *Apodemus* (Montgomery et al., 1991).

### 3.3. Agregace a disperze

Kromě samotných změn ve velikostech teritorií a domovských okrsků je třeba si všimnout také dalších aspektů prostorového uspořádání, které za tyto změny mohou být zodpovědné.

Zajímavé jsou okolnosti agregace, disperze a migrací. Stejně jako v případě předchozí kapitoly, i zde hrají roli vlastnosti individuální, populační a environmentální.

Agregace je nejtypičtější pro mladé myšice. Zvláště v letech vyšších populačních hustot je sdílení domovských okrsků mladých zvířat běžné a to až do té míry, že se i pohybují spolu ve skupině (Brown, 1969). Mladí jedinci agregují zvláště na začátku rozmnožovacího období (Montgomery, 1989b). Otázkou ovšem zůstává, zda tato agregace je skutečná, nebo zda se jedná o pouhý artefakt v datech z odchytových studií. Protože tito mladí samci mají stejnou motivaci – najít si teritorium, vykazují zřejmě i podobné chování a proto mohou být ve vzorku chytáni častěji společně, což se pozorovateli jeví jako agregace, nemá ale žádný základ v sociálním chování.

Dospělí agregují mnohem méně, ale samice se také shlukují, to je ale patrné pouze mimo období rozmnožování. Na začátku tohoto období ale dispergují víceméně náhodně (Randolph, 1977). Rozmnožující se samice mohou být dokonce v prostoru rozmístěny rovnoměrněji, než populace samic jako celek a i než samci (Montgomery, 1989b). To naznačuje maximální snahu o omezení konkurence o potravní zdroje mezi samicemi. Ve stejné době se samci, do té doby rozmístění náhodně, přesouvají do blízkosti samičích teritorií (Randolph, 1977).

Disperze se týká obou pohlaví, i když u samců je její význam větší a je nejčastější u mladých zvířat. Účelem disperze mladých jedinců je zřejmě, stejně jako u většiny savců, snaha předejít příbuzenskému křížení, takže se juvenilové ještě před zahájením svých reprodukčních aktivit přesouvají od sobě příbuzných jedinců opačného pohlaví (Wolff, 1993). Jak ukazuje radiotelemetrická studie, disperze se týká větší části populace a je vedena do větších dálek v letech s nejvyšší populační hustotou (Stradiotto et al., 2009). K sociálním aspektům disperze ještě zavítám v kapitole (4.5.).

Vzhledem k tomu, že dospělí samci snad neobhájí svá teritoria před případnými imigranty, vzniká problém, kolik samců se vejde na určitý prostor. Protože by pro rezidentního samce, tedy pro samce již dlouhodobě přítomného na určitém místě, bylo nevýhodné pouštět si do domovského okrsku nekonečné množství jiných, existují mechanismy, jak počet obyvatel udržet na únosné úrovni. Jedním je disperze na začátku rozmnožovací sezóny, za ni je zřejmě zodpovědná zvyšující se agrese mezi samci.

Důležitým mechanismem se také zdá být hierarchie, která se může vytvářet ve sdílených částech domovských okrsků samců. Zdá se že dominantní samci, obvykle rezidenti, jsou nějakým způsobem zvýhodněni oproti podřízeným samcům. Submisivní samci při studiích častěji „zmizí“ ze vzorku (Kondo, 1982). (Toto zmizení v praxi znamená úmrtí jedince nebo emigraci zvířete ze zkoumaného území.) To může být způsobeno například větší agresivitou rezidentních samců, prokázanou laboratorně na zvířatech v klecích (Gurnell, 1978), nebo velikostí jedince. Kondo (1982) nabízí hypotézu, že rezidentní samec je vždy dominantní nad imigrantem, pokud však imigrant není alespoň o 3 g těžší. Je možné, že samci přece jen alespoň části svého domovského okrsku hájí. Možná však samce přímo nevyhání, přinejmenším ne všechny, ale spokojí se s podřízeností ostatních, kteří pak, ačkoliv obývají stejný areál, se snaží dominantnímu samci vyhýbat (Brown, 1969).

Ačkoliv aspekty samčí teritoriality jsou zatím neprozkoumané a nemůžeme tedy zatím odhadovat jejich skutečný význam, zdá se, že hlavním prostředkem regulace populací – a tedy i velikostí teritorií a domovských okrsků - je agresivita samic vůči případným imigrantům a potlačení reprodukčních aktivit nově přichozích samic rezidentkami (Montgomery et al., 1997), ale dalšími hustotně závislými faktory, jejichž detailnější rozbor již nesouvisí s tématem této práce, proto se jimi nebudu nadále zabývat a čtenáře se zájmem o tuto problematiku pouze odkážu na články Montgomery, 1989a a Montgomery, 1989b.

### 3.4. Sdílení domovských okrsků

Jak již bylo řečeno, domovské okrsky myšic se do jisté míry překrývají. Zatímco mezi samičími okrsky, jsou překryvy minimální, neboť je samice před jinými samicemi obhajují, mezi samci a ve dvojicích opačného pohlaví jsou překryvy značné (Tew a Macdonald, 1994).

To podporuje teorii, že samice zakládají teritoria na základě dostatku potravy. Vzhledem k případné konkurenci v periferních zónách domovského okrsku se vyplatí tyto zóny co nejvíce omezit a obhajovat co největší plochu domovského okrsku jako výhradní zónu. Samci nejsou tak závislí na potravních zdrojích, neboť se nestarají o mláďata, a tak si překryvy mohou dovolit. A to jak s ostatními samci, kdy ze sdílení domovského okrsku nemají žádný prospěch, tak se samicemi, kdy jim toto přináší benefit ve formě příležitosti k rozmnožování. Radiotelemetrický výzkum ukázal, že samci výjimečně mohou přespávat v jednom doupěti, u samic toto nebylo pozorováno ani jednou (Tew a Macdonald, 1994).



Sdílená území jsou logicky větší v letech, kdy populace trpí nedostatkem potravy (Stradiotto et al., 2009). Oproti předpokladu se ale zdá, že jedinci při hledání potravy využívají rovnoměrně jak výhradní zónu, tak zóny periferní (Tew a Macdonald, 1994).

Podle Stradiottové et al. (2009) v letech s vyšší populační hustotou ubylo samic, kterým se domovský okrsek překrýval s alespoň jedním domovským okrskem samce. U samců se žádný rozdíl v tomto měření neprokázal. Zřejmě se jedná o další důkaz snahy samic omezit co nejvíce kompetici o zdroje.

## 4. Sociální vztahy

### 4.1. Sociální interakce

Sociální vztahy mezi jedinci se obvykle interpretují na základě interakcí, které mezi nimi probíhají. Vzorce chování, které zvířata vykazují se dají rozdělit do čtyř základních kategorií: útokové, útekové, obranné a přátelské. Používá se i členění na agonistické (zahrnující první tři možnosti) a neagonistické (Bovet, 1972a). Předpokládám, že konkrétní projevy se u většiny drobných hlodavců příliš neliší, natož pak v rámci rodu *Apodemus*. V tomto předpokladu mě utvrzuje mimo jiné i fakt, že ve srovnávací studii zabývající se druhy *A. flavicollis* a *A. agrarius* nebyly žádné rozdíly v projevech pozorovány, (Simeonovska–Nikolova, 2007), byť nalezení takovýchto rozdílů nebylo primárně zkoumaným předmětem práce. Popisem jednotlivých interakcí se v této práci nebudu zabývat, ačkoliv některé nejdůležitější z nich ještě zmíním v kontextu dalších podkapitol.

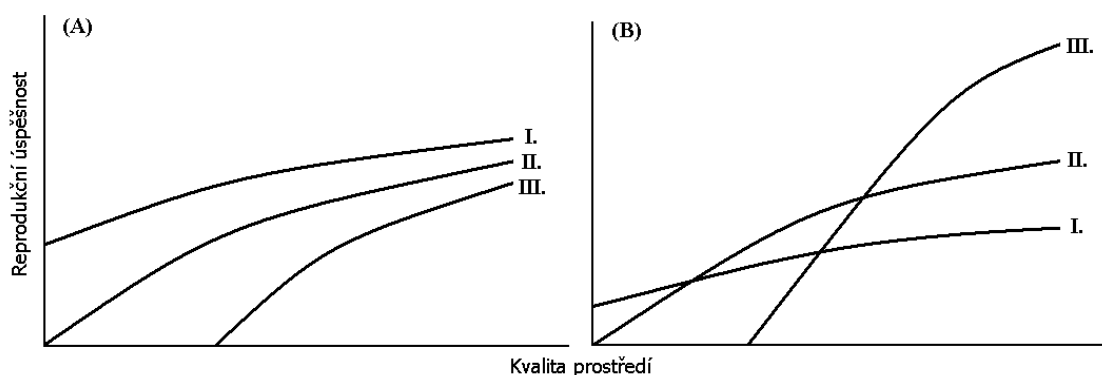
Sociální chování může být spjato s vyluzováním ultrazvuku. U různých druhů jsou ale zvuky vyluzovány za různých okolností. *A. sylvaticus* používá ultrazvukové signály zvláště při spojení s agonistickými interakcemi, zatímco u *A. flavicollis* je ultrazvuk spojen s těmi přátelskými (Hoffmeyer a Sales, 1977).

### 4.2. Reprodukční strategie

Reprodukce myšic rodu *Apodemus* je charakteristická velkou mírou promiskuity a nulovými otcovskými investicemi do potomstva. (Wilson et al. 1993b; cit. dle Stopka a Macdonald, 1999). Druh *Apodemus sylvaticus* je dokonce zřejmě nejpromiskuitnějším savcem vůbec, nedávná studie na divokých zvířatech uvádí, že u tohoto druhu až 68,2 % vrhů obsahuje mláďata více než jednoho otce (Bryja et al., 2008), u jedinců chovaných v zajetí můžeme najít i údaj 85 % (Bartmann a Gerlach, 2001). Promiskuita je dokazována u čím dál více druhů myšic, z poslední doby například u *A. agrarius* (Baker et al., 1999) či *A. argenteus* (Ohnishi et al., 2000). Míru promiskuity lze u jednotlivých druhů předpovědět, neboť u čtyř tuzemských druhů se prokázalo, že množství multipaternálních vrhů vykazuje pozitivní korelaci s relativní velikostí varlat (vzhledem k velikosti těla). Podle tohoto kritéria bychom

však na první místo v pomyslném žebříčku promiskuity měli dosadit druh *A. agrarius* (Bryja et al., 2008). To potvrzuje i novější výzkum akrozomálních reakcí spermatických buněk, který naznačuje, že spermie *A. agrarius* podléhají větší kompetici než spermie *A. sylvaticus* (Clift et al., 2009). Tyto reakce umožňují oplození vaječné buňky a při velké samčí kompetici je kladen nárok na jejich co nejvyšší rychlost. Jedním z nejméně promiskuitních druhů a možná dokonce nejméně promiskuitním ze všech druhů myšic je naopak *A. microps* kterou lze v jistém smyslu považovat za monogamní (Bryja a Stopka, 2005).

Sociální uspořádání se může měnit v závislosti na podmínkách prostředí. Například vzhledem k nízkému počtu jedinců na jaře lze monogamii pozorovat i u jiných druhů, např. *A. sylvaticus* (Randolph, 1977), načež se během léta a podzimu jedinci obracejí zpět k promiskuitě (Baker et al., 1999). I u již zmíněné *A. microps* se ukázal velký rozdíl v poměru multipaternálních vrhů v roce. Letní poměr takovýchto vrhů k celkovému počtu všech vrhů může být více než trojnásobný oproti stejnému poměru v jarních měsících (Bryja a Stopka, 2005). Mluvíme pak o takzvané genetické monogamii, která ale není způsobena motivací zvířat, ale prostým nedostatkem příležitostí ke kopulaci s více samci. (Pojem genetická monogamie je ovšem v tomto případě zavádějící, protože sociálním uspořádáním je v tom okamžiku polygynie.) Otázkou tedy zůstává na kolik různé odhady míry monogamie a polygamie, založené na výpočtech multipaternálních vrhů, odrážejí skutečnou sociální strukturu a motivaci volně žijících živočichů.



Obr. 2 – Reprodukční úspěšnost (A) samic a (B) samců v závislosti na kvalitě obývaného prostředí při I. polyandrii, II. monogamii a III. polygynii. Graf při polygammních uspořádáních předpokládá, že jedno z pohlaví je zastoupeno jedním a jedno dvěma jedinci. Graf podle Krebs a Davies (1991).

Změnu sociálních uspořádání v důsledku kvality prostředí dobře demonstruje přiložený graf (Obr. 2), který zobrazuje konflikt pohlaví. Předpokládejme, že typ sociálního uspořádání odráží míru paternální péče o potomstvo – investice jsou nejvyšší při polyandrii a nejmenší při polygynii. Samicím se vždy vyplatí uspořádání polyandrické, ve kterém mnoho samců investuje do potomstva jedné samice, a největší rozdíly v reprodukční úspěšnosti se mezi typy jednotlivých uspořádání projevují v málo produktivním prostředí. U samců se reprodukční úspěšnost silně mění a je v podstatě závislá na tom, do jaké míry je samice schopna se postarat sama o mláďata. Proto v prostředí, které je kvalitní a samice v něm mohou bez pomoci dobře obstarat potomstvo, mají samci tendenci být polygynní, čímž zvyšují počet svých potomků. V prostředích málo kvalitních, kde samice nemá dost zdrojů, aby mláďata vychovala sama, se samec musí zapojit do péče - v opačném případě jeho mláďata uhynou a jeho reprodukční úspěšnost bude minimální – a v případě extrémě náročných prostředí se dokonce musí spojit více samců v péči o potomstvo jedné samice (Krebs a Davies, 1991).

Bod, ve kterém je pro samce výhodné přejít z monogamického uspořádání na polygynické je někdy v angličtině označován jako monogamy-polygyny shift. Je škoda, že studiu tohoto „přeskoku“ zatím nebylo věnováno dost pozornosti, ačkoliv jeho důsledky pro život přírodních populací mohou být obrovské. Vzhledem ke své ekologické rozmanitosti by se právě myšice mohly stát modelovým organismem při zkoumání tohoto fenoménu.

#### 4.3. Sexuální chování

K páření dochází bez velkých skrupulí, partneři spolu obvykle stráví jen několik málo minut a znovu se již nemusejí vidět (Tew a Macdonald, 1994). Přesto lze pozorovat jisté prvky prekopulačního chování. Zatímco samice často vyčkávají, vnucují se nebo koušou, samci stimulují samici anogenitálními kontakty a zvláště pak uplatňují tzv. allogrooming (Stopka a Macdonald, 1998), k němuž se ještě vrátím později v této kapitole.

Estrus u myšic trvá rozdílnou dobu, je do značné míry individuální a je ovlivněn přítomností samců. Jonssonová a Silverin (1997) popsali na základě délky estru 3 skupiny samic, některé měly estrus téměř kontinuální, jiné měly cyklus dlouhý 6 – 11 dní a poslední vykazovaly známky estru pouze výjimečně. Samice v jejich studii mohly svou délku cyklu změnit a tak se přeradit do jiné skupiny. Diskutovat tak konkrétní délku estru a estrálního cyklu je

bezpředmětné. Ukazuje se nicméně, že individuální délka estru a cyklu se mění v závislosti na přítomnosti dalších samců a samic. Laboratorní experimenty prokázaly, že je-li samice v kontaktu s mnoha samci, její cykly se zkracují a délka estrální fáze se naopak prodlužuje, přičemž je-li chována bez přítomnosti samců mezi dalšími samicemi, dostavuje se efekt opačný (Stopka a Macdonald, 1998).

Reprodukční aktivita samic se mění v závislosti na ročním období. Aktivita se snižuje s postupem období rozmnožování a zdá se, že je faktorem závislým na populační hustotě. Tento jev je nejpatrnější na začátku tohoto období. (Montgomery, 1989b).

Samice se nestýkají s otci svých mláďat o nic častěji než s ostatními samci (Bartmann a Gerlach, 2001). S postupem reprodukční sezóny spolu samci a samice tráví čím dál méně času a ačkoliv příčina tohoto jevu je zatím nejasná, nejpravděpodobněji se jedná o způsob obrany proti infanticidě (Bartmann a Gerlach, 2001).

V laboratorních studiích obě pohlaví vykazují občasné sklony k infanticidě cizích mláďat. Matky nedokáží spolehlivě ochránit svá mláďata před samci, ale dovedou od nich obvykle odehnat cizí samice (Wilson et al., 1993a).

Mnoho problémů vyvstává ve sjednocení výsledků z laboratorních a přirozených podmínek. Jejich výsledky se mohou velmi lišit a je tedy sporné, zda se výsledky laboratorních studií dají aplikovat na divoce žijící zvířata. Myšice jsou v zajetí často chovány ve skupinách, což neodpovídá přirozenému stavu ve volné přírodě. Je tak možné pozorovat i jinak nezvyklé jevy, jako je otcovská péče o mláďata, pomoc tzv. helperů (jev častější u ptáků, kdy mláďata z předchozích vrhů pomáhají s péčí o mladší sourozence) včetně alomaternálního kojení (Zgrabczyńska a Piłacińska, 2002), ale i kooperativní výchovu mláďat (Gerlach a Bartmann, 2002).

Ve vnitrodruhových (Brown, 1979) – ale i mezidruhových (Simeonovska-Nikolova, 2007) - vztazích se uplatňují ve velké míře čichové podněty. Studie na myšicích *A. agrarius* a *A. flavicollis* ukazuje, že na jaře – tedy na začátku rozmnožovací sezóny – jsou obě pohlaví silně přitahována pachem jedinců svého druhu opačného pohlaví a pach stejného pohlaví ignorují (Simeonovska-Nikolova, 2007).

#### 4.4. Agonistické chování

Rozličné studie ukazují, že z agonistických interakcí u myšic převládají ty, mezi samci (Gurnell, 1978; Gerlach a Bartmann, 2002; Polechová a Stopka, 2002; Váchová a Frynta,

2004), i když se některé studie rozcházejí ve sledované frekvenci pozorované agrese mezi samicemi a samci. Příčinou zvýšeného počtu agonistických interakcí mezi samci nejspíše stojí fakt, že, jak jsem již zmínila v kapitole 3.4., mezi samci existují větší překryvy domovských okrsků a interakce jsou tak zřejmě mnohem častější, než u samic, které se vzhledem ke svým výhradním teritoriím nesetkávají tak často. Samci jsou tedy mezi sebou vystaveni vyšší míře kompetice než samice a k setkáním u nich dochází také častěji.

Rozdíly v míře agresivity, jejích projevech a orientaci však existují také mezi jednotlivými druhy myšic. Za nejméně agresivní druh v rámci rodu *Apodemus* se považuje *Apodemus microps* (Suchomelová a Frynta, 2000; cit. dle Stopka a Graciasová, 2001), za nejagresivnější naopak *A. agrarius* (Frynta et al., 1995; cit. dle Váchová a Frynta, 2004). Ačkoliv novější studie neprokázaly, že by agresivita samců druhu *A. flavicollis* byla větší než *A. sylvaticus*, je pravdou, že v chovu není možné chovat více samců *A. flavicollis* pohromadě, protože rezidentní samec obvykle podřízeného zabije. U *A. sylvaticus* k obdobné agresi dochází také, ale časem obvykle opadá a k zabití podřízeného samce nedochází. Zřejmě je to proto, že zatímco čas věnovaný agonistickým interakcím se u druhů výrazně neliší, typy těchto interakcí už ano (Čiháková a Frynta, 1996).

Míra agrese se mění také v čase. Platí, že vrcholu dosahuje během období rozmnožování, ačkoliv toto období nespadá u všech druhů do stejné kalendářní doby. Takže zatímco mezi samci *Apodemus sylvaticus* je vrcholné období agrese v květnu (Gurnell, 1978), u subtropického druhu *A. mystacinus* spadá stejné období do podzimních měsíců (Váchová a Frynta, 2004). Vesměs se tedy dá prohlásit, že nejvyšší míry dosahuje agrese na začátku rozmnožovací sezóny.

U některých druhů lze pozorovat mezipohlavní agresi po konci rozmnožovací sezóny. Při laboratorních experimentech samice druhu *A. flavicollis* po skončení reprodukce brzy hynou, pokud nejsou odděleny od samců. V opačném případě se mohou dožít i 3 let. Trend se ovšem neprojevil u *A. agrarius* ve stejném experimentu (Vukićević-Radić et al., 2004).

Mezi běžně pozorovaný agonistický prvek chování patří takzvaný „chase – flight“, tedy interakce, při které jeden ze zúčastněných utíká a druhý ho pronásleduje. Význam tohoto chování v přírodě je ovšem spekulativní, protože vzhledem k překryvům domovských okrsků zřejmě nevede k trvalému opuštění obývaného areálu (Bovet, 1972b).

## 4.5. Disperze

Téma disperze a její prostorové aspekty jsem již nastínila v kapitole 3.3. Nyní bych se ráda věnovala jejím příčinám v souvislosti se sociálními vztahy.

Dlouhou dobu se jako fakt přijímalo tvrzení, že mladí jedinci dispergují, protože je rezidenti aktivně vyhánějí z místa jejich narození pomocí agresivního chování a že toto chování aplikují i proti vlastním potomkům. Bránění náboru mladých a zhoršení jejich přežívání se připisovalo především dospělým samcům (Flowerdew, 1972; Flowerdew, 1974; Gurnell, 1978), obvykle na základě studií, při kterých byli dospělí samci odstraněni.

Wolff (1993) uznává, že dospělí mohou zabráňovat usazování mladých ve svých domovských okresech, ve své studii na více než stovce druhů savců ale rovněž uvádí, že je velmi neobvyklé, aby rodiče vyháněli své vlastní potomky. Tento fenomén objevil pouze u několika druhů monogamních primátů. Zdá se tak, že mláďata opouštějí místo svého původu dobrovolně, příčinou čehož může být potenciální ochrana před příbuzenským křížením.

Tento názor se zdá pravděpodobný, protože i další pozdější výzkumy na myšicích ukázaly, že dospělí samci zřejmě nemají rekrutování mladých velký vliv. Ať už na základě experimentů s umělou manipulací s početními stavy samců nebo vzhledem k nízké agresi vůči mladým při přímém pozorování, zdá se, že dospělí samci nehrají v disperzi mladých jedinců a tedy v regulaci lokální populace velkou roli (Montgomery et al., 1997).

Pokusy s křečíkem bělonohým (*Peromyscus leucopus*) podporují teorii o souvislosti disperze a inbreedingu. Při odebrání dospělců jednoho pohlaví zůstávali jejich potomci opačného pohlaví v místě svého narození, jedinci stejného pohlaví dispergovali. (Wolff, 1992). Montgomery et al. (1997) v obdobných manipulativních experimentech na myšicích ukázal, že nejvíce samců, jak mladých, tak i dospělých můžeme najít v místech, kde byly uměle odstraněny samice.

## 4.6. Allogrooming

Jev v češtině zvaný kooperativní čištění srsti hraje velkou roli v sociálních vztazích, je důležitým faktorem prekopulačního chování a ukazuje se, že je asymetrický mezi pohlavími. Pro lepší srozumitelnost se v této práci budu držet anglického názvu, neboť jsem se s jeho českým ekvivalentem setkala pouze výjimečně. Allogrooming je možné pozorovat na řadě

zvířat. Jeho původním účelem je, jak napovídá český název, péče o srst, zvláště pak odstraňování extopazitů z míst, ze kterých si je jedinec není schopen odstranit sám, ale jeho hlavní role spočívá v socialitě.

U myšic má úlohu, jak jsem již zmínila v kapitole 4.3. v prekopulačním chování. Je ale redukován na tak krátké úseky, že na kvalitu srsti již zřejmě nemá žádný vliv a zdá se tedy, že byl ritualizován jako projev náklonosti a je zřejmě jedinou otcovskou investicí do potomstva. K páření dochází často po dlouhém úseku allogroomingu poskytovaného samici samcem (Stopka a Macdonald, 1998). Partneri mají před pářením značně odlišnou motivaci. Zatímco samec chce především očichat samici nasoanální oblast, aby poznal, zda je připravená k páření, samice naopak nechce aby k tomu došlo. Samec si proto musí své právo na očichání nasoanální oblasti doslova „vygroomovat“. Pokud poskytne samici adekvátní péči, ta se nechá očichat a případně se se samcem i spáří, v opačném případě ho odežene (Stopka a Macdonald, 1999).

Mezipohlavní allogrooming je silně asymetrický, samci provádějí allogrooming samicím mnohem častěji než naopak (Stopka a Macdonald, 1999; Stopka a Graciasová, 2001; Polechová a Stopka, 2002). Podle modelu tzv. biologických trhů totiž samice mohou allogrooming vyvažovat jinou komoditou a totiž přístupem k páření (Stopka a Graciasová, 2001; informace o teorii biologických trhů: Noë a Hammerstein, 1994). Takzvaný „self-grooming“, tedy čištění srsti sobě samému, se ale u obou pohlaví myšic neliší (Stopka a Graciasová, 2001). To opět naznačuje, že role allogroomingu v odstraňování parazitů je podřadná.

Allogrooming mezi jedinci stejného pohlaví se liší a závisí i na složení populace. Samice mezi sebou navzájem jej praktikují jen velmi málo, zřejmě v důsledku minimálních překryvů samicích teritorií (Polechová a Stopka, 2002), tedy ze stejné příčiny, kterou jsem již dříve uvedla jako důvod malé míry samicích agonistických interakcí. Závislost allogroomingu na složení populace se prokázala pomocí experimentů s poměry pohlaví. V kontrolovaném prostředí laboratorní studie, kde byl uměle zvýšen poměr dospělých samců k dospělým samicím na 2:1 se oproti kontrolnímu prostředí s poměrem pohlaví 1:1 si samci navzájem projevovali více allogroomingu. Mohlo se jednat o jakousi náhradu allogroomingu poskytovaného samicemi, ale spíše se allogrooming stal prostředkem ke snížení agresivity v silně kompetitivním prostředí (Polechová a Stopka, 2002).



## Diskuse

Sjednocení výsledků laboratorních a terenních studií je problémem snad ve všech biologických oborech. Dokud zcela neporozumíme všem potřebám a ekologickým souvislostem v životě sledovaného druhu, budou se laboratorní podmínky vždy lišit od přirozeného prostředí a aplikace výsledků na jedince žijící ve volné přírodě bude vždy sporná. Jako největší nedostatky studií na zvířatech chovaných v zajetí vidím stísněnost prostoru, který neodpovídá nárokům divokých zvířat a zamezuje disperzi. Při behaviorálních experimentech se často používá tzv. neutral cage experimentu, při kterém jsou dva jedinci umístěni do stejného prostoru – obvykle terária – ve stejný okamžik. V přírodě je ale setkání dvou jedinců na neutrálním území nepravděpodobné a vždy jim zůstává možnost útěku.

Zvířata jsou často chována v nepřírodních sociálních uskupeních, která by se v přírodě z různých důvodů nevytvořila a „znehodnocují“ vědecká pozorování jevy, ke kterým v přírodě nedochází vůbec nebo jen zřídka (viz kapitola 4.3.). Osobně považuji za sporné také podávání jídla a vody „ad libidum“, v laboratorních studiích velmi časté, které nerespektuje útržkovité rozložení potravních zdrojů v přírodě a zanedbává tak čas a energii, které v přírodě padnou na vyhledávání těchto zdrojů. Domnívám se, že chování permanentně sytých myšic se může lišit od těch, které musejí jídlo vyhledávat a které občas trpí nedostatkem.

U experimentů probíhajících v přírodě pomocí odchytových metod tyto problémy nevystávají, objevují se ovšem jiné. Různí autoři používají různé návnady, různé živochytné pasti a různé způsoby rozmístění pastí (ve shlucích, např.: Kondo 1982, či tzv. transektních čarách, např.: Marsh a Harris, 2000). Pro výpočty prostorových aspektů, jako jsou velikosti domovských okrsků či jejich překryvů, se již také vytřídalo mnoho metod. V současnosti je nejčastěji používaná metoda MCP (minimum convex polygon), ale jsou její výsledky srovnatelné s výsledky odlišných metod?

Podivné jevy v těchto studiích nejsou obvykle důsledkem manipulace a narušení prostředí, ale naopak nedostatečným vhladem. Je-li jedinec odchycen pouze jednou, pozorovatel není schopen určit, zda je to čerstvý imigrant, který brzy uhynul, emigrant, kterého nedokázal chytit vícekrát před migrací, či rezident schopný vyhýbat se pastím. Některým náhodným jevům tak může být připisována větší důležitost, než jakou ve skutečnosti mají (viz kapitola 3.2. a 3.3.). Úspěšnost odchytů také závisí na momentální hojnosti potravy a procesu habituace a někteří autoři tak mohou čelit problému nedostatečné velikosti vzorku.

Přesnějším ukazatelem mohou být telemetrické studie, při kterých je na tělo zvířete připevněn vysílač, který odesílá signál s polohou a dalšími naměřenými daty v nastavitelných časových intervalech. Ani data touto metodou získaná však nejsou zcela přesná (viz např.: Schmutz a White, 1990; Montgomery et al., 2011). V dnešní době jsou už vysílače tak malé, že se běžně používají i ve výzkumech drobných hlodavců. Je ovšem stále otázkou, na kolik ovlivňují chování svého nositele, ačkoliv se neprokázalo, že by ovlivňovaly jejich mortalitu. Navíc je tato metoda stále poměrně nákladná a ne všechny vysílače se vrátí po experimentu zpátky do rukou vědců.

## **Závěr**

Druhy rodu *Apodemus* zastupují rozličnou škálu prostorových uspořádání i sociálních systémů. Přestože jsou si druhy navzájem velmi podobné svým vzhledem, svým chováním se mohou velmi lišit. Bohužel, většině druhů zatím nebyla věnována dostatečná pozornost a mnoho studií, zabývajících se tématy ekologickými i behaviorálními, vzniklo již dávno za pomoci metod, které se dnes jeví jako zastaralé. S nástupem telemetrických vysílačů je možné výsledky dřívějších prací zpřesnit, upravit či zcela vyvrátit. Jako zvláště efektivní se jeví kombinace odchytočných a telemetrických metod. Rod *Apodemus* je vzhledem k dostupnosti jedinců v přírodě, snadnému chovu v zajetí a ekologické rozmanitosti druhů ideálním pro testování hypotéz týkajících se změn teritoriálních a sociálních aspektů v důsledku odlišného prostředí. Je tedy žádoucí, aby výzkum tohoto rodu pokračoval i nadále.

## Literatura

- Alcock, J.** 2005. *Animal behavior: An Evolutionary Approach, Eight Edition*. 8th edn. Sunderland: Sinauer Associates.
- Baker, R. J., Makova, K. D. & Chesser, R. K.** 1999. Microsatellites indicate a high frequency of multiple paternity in *Apodemus* (Rodentia). *Molecular Ecology*, **8**, 107–111.
- Bartmann, S. & Gerlach, G.** 2001. Multiple Paternity and Similar Variance in Reproductive Success of Male and Female Wood Mice (*Apodemus sylvaticus*) Housed in an Enclosure. *Ethology*, **107**, 889–899.
- Bergstedt, B.** 1966. Nordic Society Oikos Home Ranges and Movements of the Rodent Species *Clethrionomys glareolus* ( Schreber ), *Apodemus flavicollis* ( Melchior ) and *Apodemus sylvaticus* ( Linné ) in Southern Sweden Author ( s ): Bo Bergstedt Reviewed work ( s ): Home ranges a. *Oikos*, **17**, 150–157.
- Bovet, J.** 1972a. On the Social Behavior in a Stable Group of Long-Tailed Field Mice (*Apodemus Sylvaticus*). II. Its Relations With Distribution of Daily Activity. *Behaviour*, **41**, 55–67.
- Bovet, J.** 1972b. On the Social Behavior in a Stable Group of Long-Tailed Field Mice (*Apodemus Sylvaticus*). I. an Interpretation of Defensive Postures. *Behaviour*, **41**, 43–54.
- Brown, R. E.** 1979. Mammalian social odors: a critical review. In: *Advances in the Study of Behavior*, vol. 10, pp. 103–162.
- Brown, J. L. & Orians, G. H.** 1970. Spacing Patterns in Mobile Animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **1**, 239–262.
- Brown L.E.** 1969. Field Experiments on the Movements of *Apodemus sylvaticus* L . Using Trapping and Tracking Techniques. *Oecologia*, **2**, 198–222.
- Bryja, J. & Stopka, P.** 2005. Facultative promiscuity in a presumably monogamous mouse *Apodemus microps*. *Acta Theriologica*, **50**, 189–196.
- Bryja, J., Patzenhauerová, H., Albrecht, T., Mošanský, L., Stanko, M. & Stopka, P.** 2008. Varying levels of female promiscuity in four *Apodemus* mice species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **63**, 251–260.
- Burt, H. W.** 1943. Territoriality and Home Range Concepts as Applied to Mammals. *Journal of Mammalogy*, **24**, 346–352.
- Clift, L. E., Andrlikova, P., Frolikova, M., Stopka, P., Bryja, J., Flanagan, B. F., Johnson, P. M. & Dvorakova-Hortova, K.** 2009. Absence of spermatozoal CD46 protein expression and associated rapid acrosome reaction rate in striped field mice (*Apodemus agrarius*). *Reproductive biology and endocrinology* □: *RB&E*, **7**, 29.

**Čiháková, J. & Frynta, D.** 1996. Intraspecific and interspecific behavioural interactions in the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) and the yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis*) in a neutral cage. *Folia Zoologica*, **45**, 105 – 113.

**Falls, J. B., Falls, E. A. & Fryxell, J. M.** 2007. Fluctuations of Deer Mice on Ontario in Relation to Seed Crops. *Ecological Monographs*, **77**, 19–32.

**Filippucci, M. G., Macholan, M. & Michaux, J. R.** 2002. Genetic variation and evolution in the genus *Apodemus* (Muridae: Rodentia). *Biological Journal of the Linnean Society*, **75**, 395–419.

**Flowerdew, J. R.** 1972. The Effect of Supplementary Food on a Population of Wood Mice (*Apodemus sylvaticus*). *The Journal of Animal Ecology*, **41**, 553.

**Flowerdew, J. R.** 1974. Field and Laboratory Experiments on the Social Behaviour and Population Dynamics of the Wood Mouse (*Apodemus sylvaticus*). *The Journal of Animal Ecology*, **43**, 499.

**\*<sup>1</sup>Frynta, D., Exnerová, A., Nováková, A.** 1995. Intraspecific behavioral interactions in the striped-field mouse (*Apodemus agrarius*) and its interspecific relationships to the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*): dyadic encounters in a neutral cage. *Acta Soc. Zool. Bohem.*, **59**, 53–62.

**Gerlach, G. & Bartmann, S.** 2002. Reproductive skew, costs, and benefits of cooperative breeding in female wood mice (*Apodemus sylvaticus*). *Behavioral Ecology*, **13**, 408–418.

**Gill, F. B. & Wolf, L. L.** 1975. Economics of Feeding Territoriality in the Golden-Winged Sunbird. *Ecology*, **56**, 333.

**Greenwood, P. J.** 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, **28**, 1140–1162.

**Gurnell, J.** 1978. Seasonal Changes in Numbers and Male Behavioural Interaction in a Population of Wood Mice, *Apodemus sylvaticus*. *The Journal of Animal Ecology*, **47**, 741.

**Hoffmeyer, I.** 1973. Interaction and Habitat Selection in the Mice *Apodemus Flavicollis* and *A. Sylvaticus*. *Oikos*, **24**, 108.

**Hoffmeyer, I. & Sales, G. D.** 1977. Ultrasonic Behaviour of *Apodemus sylvaticus* and *A. flavicollis*. *Oikos*, **29**, 67.

**Horváth, G. & Trócsányi, B.** 1998. Autumn Home Range Size of *Apodemus agrarius* and Small Mammal Population Dynamics in the Rodent Assemblage of a *Quercus Robor-Carpinetum* Forest Habitat. *Tiscia*, **31**, 63–69.

**Howard, W. E.** 1960. Innate and Environmental Dispersal of Vertebrates Individual. *American Midland Naturalist*, **63**, 152–161.

---

<sup>1</sup> Symbolem hvězdičky jsou v seznamu literatury označeny sekundární citace.

**Hudec, K., Koliábáč, J., Laštůvka, Z., Pěňáz, M. & Al., E.** 2007. *Příroda České republiky: Průvodce faunou*. 1st edn. Praha: Academia.

**IUCN.** 2012. The IUCN Red List of Threatened Species, ver. 2012.1.

**\*Jewell, P. A.** 1966. The Concept of Home Range in Mammals. *Symposia of the Zoological Society of London*, 85 – 109.

**\*Johst, V.** 1967. Vergleichende Untersuchung des agonistischen Verhaltens einiger Arten von *Clethrionomys* 1,2. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **24**, 558–579.

**Jonsson, P. & Silverin, B.** 1997. The estrous cycle in female wood mice (*Apodemus sylvaticus*) and the influence of the male. *Annales Zoologici Fennici*, **34**, 197–204.

**Juškaitis, R.** 2002. Spatial distribution of the yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis*) in large forest areas and its relation with seed crop of forest trees. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde*, **67**, 206–211.

**Kikkawa, J.** 1964. Movement, Activity and Distribution of the Small Rodents *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus sylvaticus* in Woodland. *The Journal of Animal Ecology*, **33**, 259.

**Kondo, T.** 1982. A population study of the Japanese wood mouse, *Apodemus speciosus* (Mammalia: Muridae), with reference to its social behavior. *Researches on Population Ecology*, **24**, 85–96.

**Korn, H.** 1986. Changes in home range size during growth and maturation of the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) and the bank vole (*Clethrionomys glareolus*). *Oecologia*, **68**, 623–628.

**Krebs, J. R. & Davies, N. B.** 1991. *Behavioural Ecology: an evolutionary approach*. 3rd edn. Blackwell Scientific Publications.

**Marsh, A. C. W. & Harris, S.** 2000. Partitioning of woodland habitat resources by two sympatric species of *Apodemus*: lessons for the conservation of the yellow-necked mouse (*A. flavicollis*) in Britain. *Biological Conservation*, **92**, 275–283.

**Matić, R., Vukićević-radić, O. & Stamenković, S.** 2007. Can Large Home Ranges be Due to Social Dominance in *Apodemus flavicollis*. *Archives of Biological Sciences*, **59**, 61–62.

**McKean, E. Ed.** 2005. *New Oxford American Dictionary*. 2nd edn. New York: Oxford University Press.

**Michaux, J. R., Libois, R. & Filippucci, M.-G.** 2005. So close and so different: comparative phylogeography of two small mammal species, the yellow-necked fieldmouse (*Apodemus flavicollis*) and the woodmouse (*Apodemus sylvaticus*) in the Western Palearctic region. *Heredity*, **94**, 52–63.

**Montgomery, W. I.** 1989a. Population Regulation in the Wood Mouse, *Apodemus sylvaticus*. II. Density Dependence in Spatial Distribution and Reproduction. *The Journal of Animal Ecology*, **58**, 477.

- Montgomery, W. I.** 1989b. Population Regulation in the Wood Mouse, *Apodemus sylvaticus*. I. Density Dependence in the Annual Cycle of Abundance. *The Journal of Animal Ecology*, **58**, 465.
- Montgomery, W. I., Wilson, W. L., Hamilton, R. & McCartney, P.** 1991. Dispersion in the Wood Mouse, *Apodemus sylvaticus*: Variable Resources in Time and Space. *The Journal of Animal Ecology*, **60**, 179.
- Montgomery, W. I., Wilson, W. L. & Elwood, R. W.** 1997. Spatial Regulation and Population Growth in the Wood Mouse *Apodemus sylvaticus*: Experimental Manipulations of Males and Females in Natural Populations. *The Journal of Animal Ecology*, **66**, 755.
- Montgomery, R. a., Roloff, G. J. & Hoef, J. M. V.** 2011. Implications of ignoring telemetry error on inference in wildlife resource use models. *The Journal of Wildlife Management*, **75**, 702–708.
- Moreno, S. & Kufner, M. B.** 1988. Seasonal Patterns in the Wood Mouse-Population in Mediterranean Scrubland. *Acta Theriologica*, **33**, 79–85.
- Noble, G. K.** 1939. The Role of Dominance in the Social Life of Birds. *The Auk*, **56**, 263–273.
- Noë, R. & Hammerstein, P.** 1994. Biological markets: supply and demand determine the effect of partner choice in cooperation, mutualism and mating. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **35**, 1–11.
- Ohnishi, N., Saitoh, T. & Ishibashi, Y.** 2000. Spatial genetic relationships in a population of the Japanese wood mouse *Apodemus argenteus*. *Ecological Research*, **15**, 285–292.
- Ostfeld, R. S.** 1985. Limiting Resources and Territoriality in Microtine Rodents. *The American Naturalist*, **126**, 1–15.
- Polechová, J. & Stopka, P.** 2002. Geometry of social relationships in the Old World wood mouse, *Apodemus sylvaticus*. *Canadian Journal of Zoology*, **80**, 1383–1388.
- \*Randolph, S. E.** 1973. A tracking technique for comparing individual home ranges of small mammals. *Journal of Zoology*, **170**, 509–520.
- Randolph, S. E.** 1977. Changing Spatial Relationships in a Population of *Apodemus sylvaticus* with the Onset of Breeding. *The Journal of Animal Ecology*, **46**, 653.
- Schmutz, J. A. & White, G. C.** 1990. Error in Telemetry Studies: Effects of Animal Movement on Triangulation. *The Journal of Wildlife Management*, **54**, 506.
- Simeonovska-Nikolova, D. M.** 2007. Interspecific social interactions and behavioral responses of *Apodemus agrarius* and *Apodemus flavicollis* to conspecific and heterospecific odors. *Journal of Ethology*, **25**, 41–48.
- Stopka, P. & Graciasová, R.** 2001. Conditional allogrooming in the herb-field mouse. *Behavioral Ecology*, **12**, 584–589.

- Stopka, P. & Macdonald, D. W.** 1998. Signal Interchange during Mating in the Wood Mouse ( *Apodemus sylvaticus* ): The Concept of Active and Passive Signalling. *Behaviour*, **135**, 231–249.
- Stopka, P. & Macdonald, D. W.** 1999. The Market Effect in the Wood Mouse, *Apodemus sylvaticus*: Selling Information on Reproductive Status. *Ethology*, **105**, 969–982.
- Stradiotto, A., Cagnacci, F., Delahay, R., Tioli, S., Nieder, L. & Rizzoli, A.** 2009. Spatial Organization of the Yellow-Necked Mouse: Effects of Density and Resource Availability. *Journal of Mammalogy*, **90**, 704–714.
- \*Suchomelová, E; Frynta, D.** 2000. Intraspecific behavioural interactions in *Apodemus microps*: a peaceful mouse? *Acta Theriologica*, **45**, 201–209.
- Sutherland, W. J.** 1996. *From Individual Behaviour to Population Ecology*. New York: Oxford University Press.
- Tew, T. E. & Macdonald, D. W.** 1994. Dynamics of space use and male vigour amongst wood mice, *Apodemus sylvaticus*, in the cereal ecosystem. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **34**, 337–345.
- Tew, T. E., Macdonald, D. W. & Rands, M. R. W.** 1992. Herbicide Application Affects Microhabitat Use by Arable Wood Mice (*Apodemus sylvaticus*). *The Journal of Applied Ecology*, **29**, 532.
- Tew, T. E., Todd, I. a. & Macdonald, D. W.** 2000. Arable habitat use by wood mice (*Apodemus sylvaticus*). 2. Microhabitat. *Journal of Zoology*, **250**, 305–311.
- Vukicevic-Radic, O., Kataranovski, D. & Jovanovic, T.** 2004. On the reproduction of yellow-necked field mouse (*Apodemus flavicollis*) and striped field mouse (*A. agrarius*) in laboratory conditions. *Archives of Biological Sciences*, **56**, 5P–6P.
- Váchová, H. & Frynta, D.** 2004. Social Interactions in *Apodemus mystacinus*: An Autumnal Increase of Aggression at the Onset of Breeding. *Israel Journal of Zoology*, **50**, 301–310.
- Watts, C. H. S.** 1968. The Foods Eaten by Wood Mice (*Apodemus sylvaticus*) and Bank Voles (*Clethrionomys glareolus*) in Wytham Woods, Berkshire. *The Journal of Animal Ecology*, **37**, 25.
- Watts, C. H. S.** 1969. The Regulation of Wood Mouse (*Apodemus sylvaticus*) Numbers in Wytham Woods, Berkshire. *The Journal of Animal Ecology*, **38**, 285.
- Wilson, W. L., Elwood, R. W. & Montgomery, W. I.** 1993a. Infanticide and Maternal Defense in the Wood Mouse *Apodemus sylvaticus*. *Ethology Ecology & Evolution*, **5**, 365–370.
- \*Wilson, W. L., Montgomery, W. I. & Elwood, R. W.** 1993b. Population regulation in the Wood Mouse *Apodemus sylvaticus* (L.). *Mammal Review*, **23**, 73–92.



- Wolff, J. O.** 1992. Parents suppress reproduction and stimulate dispersal in opposite-sex juvenile white-footed mice. *Nature*, **359**, 409–10.
- Wolff, J. O.** 1993. What Is the Role of Adults in Mammalian Juvenile Dispersal? *Oikos*, **68**, 173.
- Wójcik, J. M., Wójcik, a M., Macholán, M., Piálek, J. & Zima, J.** 2004. The mammalian model for population studies of B chromosomes: the wood mouse (*Apodemus*). *Cytogenetic and genome research*, **106**, 264–70.
- Zgrabczyńska, E. & Pilacińska, B.** 2002. Social relations in family-groups of wood mice *Apodemus sylvaticus* under laboratory and enclosure conditions. *Acta Theriologica*, **47**, 151–162.